




# REVISIÓN DE LOS BIOCOREMAS MARINOS GLOBALES DEL JURÁSICO SEGÚN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MOLUSCOS BIVALVOS

SUSANA E. DAMBORENEA

División Paleozoología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.

**Recibido:** 28 de agosto de 2017 - **Aceptado:** 18 de octubre de 2017

**Para citar este artículo:** Susana E. Damborenea (2017). Revisión de los biocoremas marinos globales del Jurásico según la distribución de los moluscos bivalvos. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 17 (2): 31–49.

**Link a este artículo:** http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.18.10.2017.245

DESPLAZARSE HACIA ABAJO PARA ACCEDER AL ARTÍCULO

**Asociación Paleontológica Argentina**
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
**Tel/Fax** (54-11) 4326-7563
**Web:** www.apaleontologica.org.ar

ISSN 2469-0228

APA Publicación Electrónica

Año 2017 - 17(2): 31–49

ARTÍCULO

# REVISIÓN DE LOS BIOCOREMAS MARINOS GLOBALES DEL JURÁSICO SEGÚN LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MOLUSCOS BIVALVOS

SUSANA E. DAMBORENEA

División Paleozoología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. *sdambore@fcnym.unlp.edu.ar*

**Resumen.** Numerosos trabajos regionales o locales han propuesto el reconocimiento de unidades biogeográficas de distintos rangos (biocoremas) basadas sobre la distribución de los moluscos bivalvos para el Jurásico, pero no existía una síntesis a nivel mundial. Este trabajo es una revisión de las más significativas de esas propuestas, en un intento de lograr una síntesis de los patrones biogeográficos globales desde el Jurásico Temprano al Tardío, mientras se producían cambios sustanciales en la paleogeografía de la Tierra y los patrones de circulación oceánica como resultado de la disgregación de Pangea. Se hace también un breve análisis de la evolución en el tiempo y el espacio de cada una de las principales unidades reconocidas y de sus relaciones. Estos biocoremas pueden agruparse en tres unidades de primer orden que han tenido continuidad en el tiempo: Boreal, Tethys y Austral. Las unidades revisadas aquí han sido reconocidas y caracterizadas de forma muy heterogénea por los distintos autores, pero los criterios básicos más utilizados incluyen desde el grado de endemismo y la diversidad relativa, hasta las afinidades paleobiogeográficas de los taxones a nivel genérico. Los patrones de distribución de los bivalvos jurásicos no solamente son claves para entender cuestiones puramente biogeográficas, sino que han sido utilizados como argumento y evidencia en discusiones de índole paleogeográfica (como el establecimiento de corredores oceánicos, o patrones de circulación marina superficial), e incluso son pruebas de peso para la discusión de tópicos paleotectónicos, como la localización de terrenos desplazados y la deriva continental.

**Palabras clave.** Paleobiogeografía. Jurásico. Bivalvia. Biocoremas. Provincias biogeográficas. Bipolaridad. Gradientes latitudinales.

**Abstract.** **A REVIEW OF JURASSIC MARINE WORLWIDE BIOCHOREMAS BASED ON THE DISTRIBUTION OF BIVALVE MOLLUSKS.** Local and regional papers analyzing the distribution of Jurassic bivalves and proposing new palaeobiogeographic units of various ranks are numerous, but a worldwide synthesis was lacking. This paper is a review of those proposals with the aim to obtain a coherent synthesis of the global biogeographic patterns from Early to Late Jurassic times, when significant changes in the Earth palaeogeography and oceanic circulation took place as the result of the breakup of Pangea. A brief account of the evolution in time and space of the recognized units and their relationships is also made. The biochoremas can be grouped into three first order units which had temporal continuity: Boreal, Tethys and Austral Realms. The units analysed here were recognized and characterized in very different grounds by their authors; the most commonly used criteria are degree of endemism, relative diversity and palaeobiogeographic affinities of bivalve genera. The patterns of Jurassic bivalve distribution are key to understand general biogeographic issues, but they were also used as evidence in palaeogeographic discussions (such as the establishment of seaways and changing patterns of superficial water circulation); they are even arguments in some palaeotectonic issues, such as the localization and history of displaced terranes, and continental drift.

**Key words.** Palaeobiogeography. Jurassic. Bivalvia. Biochoremas. Biogeographic provinces. Bipolarity. Latitudinal gradients.

La utilidad de los moluscos bivalvos para la caracterización y reconocimiento de unidades biogeográficas a nivel global es ampliamente conocida, y el excelente registro fósil de este grupo de organismos ha permitido con éxito intentar este tipo de estudios para distintos momentos clave del Fanerozoico, en muchos casos aportando evidencias claras para interpretaciones paleogeográficas.

Este trabajo es un intento de sintetizar el conocimiento de la distribución geográfica de los géneros de bivalvos marinos durante el Jurásico a nivel global y su evolución en el tiempo. La mayor parte de la discusión comprende una síntesis paleobiogeográfica descriptiva, con una breve caracterización de los biocoremas reconocidos. El término biocorema se aplica a unidades biogeográficas de cualquier rango (*biochore* en el sentido de Makridin, 1973; *biochorema* en Westermann, 2000a y Cecca y Westermann, 2003). Se

analiza también la dinámica de los biocoremas Jurásicos en el contexto de la disgregación del supercontinente de Pangea y el reacomodamiento de las masas continentales y corredores oceánicos. Finalmente, se tratan brevemente algunos aspectos generales relacionados a la distribución de los bivalvos jurásicos y sus aplicaciones: grupos tolerantes a bajos contenidos de oxígeno, bipolaridad y gradientes latitudinales.

Los primeros aportes modernos a la paleobiogeografía del Jurásico marino a nivel global se realizaron sobre la base de la distribución de los amonites (especialmente los europeos), y se distinguieron entonces dos reinos: Tethys y Boreal (Neumayr, 1885; Arkell, 1956 y referencias allí citadas). Imlay (1965) analizó datos de amonites de América del Norte y llegó a la misma conclusión, pero él fue además el primero en incluir en la discusión la distribución conocida de algunos grupos de bivalvos (gryphaeidos, inoceramoideos, buchiidos) como evidencia. Aproximadamente por la misma época, investigadores neozelandeses siguieron adhiriendo al mencionado sistema de dos reinos Boreal y Tethys, a pesar de reconocer la evidente singularidad local de las faunas jurásicas de Nueva Zelanda (Marwick, 1953; Stevens, 1967, 1977). Hallam (1969) y Broglio-Loriga y Neri (1976) mencionaron algunos bivalvos de distribución restringida al Tethys, también en apoyo de este patrón biogeográfico básico. Inmediatamente después Hallam (1977), concentrado ya en el análisis de la distribución de los bivalvos jurásicos, produjo un trabajo pionero que contiene el primer intento serio de identificar unidades paleobiogeográficas (biocoremas) sobre la base de los bivalvos. Aunque no logró observar diferencias claras entre las faunas de bivalvos Boreales y del Tethys, caracterizó provisionalmente cinco Provincias: Europea, Asiática Oriental, Pacífica Sudoccidental, Americana Occidental (no reconocible para el Jurásico Tardío) y Etiópica (solamente reconocible desde el Jurásico Medio en adelante). En ese mismo trabajo, Hallam (1977) también enfatizó que un análisis global adecuado se veía en ese momento imposibilitado por el limitado e inadecuado conocimiento que se tenía entonces de muchas faunas no europeas. El trabajo inspirador de Hallam, lleno de provocadoras preguntas (muchas de las cuales permanecen aún no resueltas), significó sin dudas un estímulo para que él mismo y otros autores iniciaran análisis de varios aspectos de la distribución de los bivalvos jurásicos, los que enriquecieron el conocimiento de ese grupo de organismos y valorizaron su importancia paleobiogeográfica.

El conocimiento básico sobre la sistemática y distribución de las faunas de bivalvos jurásicos se incrementó muchísimo desde entonces, permitiendo que en las décadas siguientes se publicaran trabajos paleobiogeográficos de alcance regional muy significativos (Stevens, 1980; Chen, 1982; Hallam, 1983; Hayami, 1984, 1987, 1989, 1990; Crame, 1986, 1987; Damborenea, 1993, 1996, 2000, 2002a,b; Liu, 1995; Kelly, 1995; Heinze, 1996; Sha, 1996, 2002; Liu *et al.*, 1998; Aberhan, 1998, 1999, 2001, 2002; Shurygin, 2005; Abdelhady y Fürsich, 2015). En especial (aunque no exclusivamente) el mejor conocimiento de las faunas del Hemisferio Sur permitió introducir nuevos elementos para intentar análisis más abarcativos y sólidos. También se realizaron análisis cuantitativos en diversos estudios de alcance regional (como los de Liu, 1995; Damborenea, 2002a; Kiessling *et al.*, 2011; Damborenea *et al.*, 2013; Abdelhady y Fürsich, 2015), pero no a escala global.

Hay varias cuestiones generales que se deben comentar antes de entrar de lleno en la discusión de este tema, todas ellas necesarias para comprender las limitaciones y el contexto del trabajo. Uno de los problemas más persistentes para el estudio de los patrones de distribución de los bivalvos jurásicos, ya reconocido por Hallam (1977), es la alta proporción de géneros cosmopolitas. No obstante, es posible agrupar los géneros de bivalvos según sus afinidades paleobiogeográficas en: endémicos, pandémicos o cosmopolitas verdaderos, de bajas latitudes (tethyanos), de altas latitudes (boreales, australes o bipolares), y de rango latitudinal amplio (Damborenea, 2002a). Otro aspecto que no puede soslayarse es la alta dependencia de la distribución de los bivalvos con relación a las facies (reflejo obvio de su relación estrecha con el sustrato y otros aspectos ambientales locales), pero es evidente que esto ha sido adecuadamente tenido en cuenta por la mayoría de los autores. Como es de esperar, la distribución de estos organismos ha sido también significativamente influenciada por los eventos geotectónicos de gran escala que cambiaron considerablemente la configuración de la Tierra, como la fragmentación de la Pangea, que involucró la aparición de nuevas vías marinas y cambios drásticos en los patrones de circulación su-

perficial de los océanos. Por último, desde una perspectiva biológica, es necesario recordar que a principios del Jurásico los bivalvos se estaban recuperando de una de las mayores crisis de biodiversidad (Triásico/Jurásico), a la vez que experimentaban una importante radiación evolutiva, adquiriendo las características de las faunas modernas (Ros *et al.*, 2011, 2012, y referencias allí citadas).

Los patrones de distribución de los bivalvos jurásicos fueron argumentos claves en muchas discusiones biogeográficas generales (por ejemplo Crame, 1986; Hayami, 1987). Fueron utilizados también para proponer y apoyar cuestiones puramente paleogeográficas, como el establecimiento del Corredor Hispánico (Broglio-Loriga y Neri, 1976; Damborenea y Manceñido, 1979, 1988; Hallam, 1983; Smith y Tipper, 1986; Aberhan, 2001, 2002), o del Corredor de Mozambique o Sudafricano (Heinze, 1996; Alberti *et al.*, 2012). Los bivalvos son importantes evidencias en discusiones acerca de los patrones de circulación superficial de las masas de agua oceánica (Heinze, 1996; Liu *et al.*, 1998), y aún en tópicos paleotectónicos, como la disgregación de Gondwanalandia (Heinze, 1996), la localización y migración de terrenos desplazados en América del Norte (Smith y Tipper, 1986; Smith, 1989; Aberhan, 1998, 1999), y la deriva continental en el sudeste asiático (Hallam, 1967; Hayami, 1984; Golonka y Krobicki, 2010; Krobicki y Golonka, 2014).

## BIOCOREMAS

Aún hoy día, el conocimiento de las faunas de bivalvos jurásicos es muy irregular, tanto geográfica como estratigráficamente, y es evidente que se necesitan más datos de algunas regiones (como por ejemplo del norte y sur del Tethys oriental). Por ello, no existe a nivel global ninguna base de datos lo suficientemente completa y confiable como para desarrollar un análisis cuantitativo riguroso del endemismo a nivel global. De todos modos, y sin soslayar esta limitación, es posible esbozar un cuadro general de las grandes unidades paleobiogeográficas basadas sobre los bivalvos a partir de una revisión de trabajos regionales previos. Esto, sumado a que las condiciones climáticas durante el Jurásico fueron mucho más uniformes que las actuales, produce que las unidades reconocidas estén necesariamente pobremente definidas, con amplias zonas transicionales entre ellas (Damborenea, 1993).

A nivel global el primer intento de definir biocoremas basados sobre la distribución de los bivalvos jurásicos fue el de Hallam (1977), quien, como ya se dijo, reconoció cinco provincias. Desde entonces, este esquema general fue ampliado y mejorado por investigadores que trabajaron en diversas regiones del mundo. Por ejemplo, Hayami (1984, 1989, 1990) analizó la distribución paleobiogeográfica de los bivalvos del Asia Oriental, y Liu (1995; Liu *et al.*, 1998) estudió aquéllos a lo largo del proto-Atlántico y del margen sur del Tethys sobre la base de una exhaustiva recolección de datos y el uso de métodos analíticos multivariados. Esta última autora reconoció cuatro provincias en esa área: provincias Boreal y Transicional Norte dentro del reino Boreal, y Transicional Sud Europea y Mediterránea en el reino del Tethys. De modo similar, Damborenea (2002a,b) caracterizó cuantitativamente los biocoremas jurásicos del Hemisferio Sur, mayormente teniendo en cuenta el porcentaje de géneros endémicos, pero considerando también otros aspectos. Tanto el análisis de Liu como el de Damborenea fueron realizados piso por piso, permitiendo de ese modo un seguimiento de la evolución a través del tiempo de las unidades reconocidas. Ambos análisis también coinciden en que el nivel de endemismo extremadamente bajo inmediatamente después de la extinción de fines del Triásico impide el reconocimiento de cualquier patrón paleobiogeográfico durante el Jurásico más temprano (Hettangiano–Sinemuriano). Por esta razón la discusión que sigue analiza el desarrollo de los biocoremas a partir del Pliensbachiano.

El provincialismo de las faunas marinas bentónicas del Jurásico es el resultado de varios factores, como la temperatura (Crame, 1987), salinidad, conexiones marinas, barreras, cambios del nivel del mar, corrientes marinas y factores biológicos (Liu *et al.*, 1998). Tomando en cuenta que la extensión de la Provincia Etiópica basada sobre distintos grupos de organismos bentónicos (corales, bivalvos y braquiópodos) es coincidente, Kiessling *et al.* (2011) concluyeron que los factores físicos fueron probablemente más importantes que los biológicos para dar forma a los patrones de unidades paleobiogeográficas.

A continuación se expone una breve síntesis sobre el conocimiento de los biocoremas propuestos hasta el momento sobre la base de la distribución de las faunas de bivalvos, primero se ofrece una caracterización de cada uni-

dad y luego una breve síntesis de la historia de su evolución en el tiempo. Para simplificar la discusión, los biocoremas de primer orden se referirán como "Reinos", mientras que los subordinados se denominarán "Provincias" y "centros endémicos". De todos modos, la jerarquía relativa entre ellos es debatible, pero esta cuestión se halla fuera de los objetivos de este trabajo. Las Figuras 1 a 3 resumen gráficamente el patrón general de unidades paleobiogeográficas para el Jurásico Temprano, Medio y Tardío respectivamente, y por lo tanto cada una de ellas es ya una síntesis de largos períodos de tiempo. En la Figura 2 se ha representado en forma simplificada la circulación superficial de agua oceánica inferida para el verano luego de la apertura del Corredor Hispánico; en las Figuras 1 y 3 se indican los términos paleogeográficos mencionados en el texto.

### *Reino Boreal*

Como podría esperarse según su posición en altas paleolatitudes, las faunas boreales de bivalvos siempre fueron menos diversas que las del Tethys, pero aun así esta unidad es fácilmente reconocible sobre la base de varios taxones endémicos, tanto a nivel específico como genérico. El Reino Boreal se extendió por las regiones paleoárticas, y sus límites con el Reino del Tethys oscilaron en el tiempo entre los 35° y 55° de paleolatitud. La mayoría de las evidencias disponibles indica que durante el Jurásico el mar Paleoártico estaba casi cerrado, con conexiones limitadas con el mar de Tethys y el Paleopacífico. Este relativo aislamiento facilitó el desarrollo de un fuerte endemismo en la fauna nectónica, como son los amonites, y también afectó, aunque en menor grado, a los bentónicos, como los bivalvos, y en parte explica el mejor reconocimiento histórico de esta unidad con relación al Reino Austral.

***Provincia Boreal*** [= *Boreal Bivalve Province* (Liu, 1995)]. Esta Unidad está caracterizada por géneros de bivalvos de distribución boreal o bipolar, por la ausencia de taxones tethyanos, y por su baja diversidad general (Liu, 1995). Esta unidad comprende todas las regiones paleoárticas de Laurasia (mayormente Alaska, Siberia, Hokkaido y Groenlandia) (Figs. 1–3). En Asia oriental se extendía hacia el sur hasta el noreste de China (Heilongjiang), incluyendo allí la Provincia Norte (*North Province bivalve fauna*) de Chen (1982). En América comprendía Alaska y el norte de Canadá durante el Jurásico Temprano (Fig. 1). El límite transicional de esta unidad con las faunas de Asia oriental se desplazó algo hacia el sur con el tiempo (Chen, 1982; Hayami, 1990). En Europa los límites australes de esta unidad también migraron hacia el sur durante el Caloviano (Liu, 1995). Siguiendo la historia en el tiempo, la Provincia Boreal fue claramente distinguible en el Oxfordiano, mientras que en el Tithoniano muchos géneros de bivalvos que eran previamente boreales migraron hacia el sur (Liu, 1995). En América del Norte se reconoce una amplia franja transicional con las faunas del mar de Tethys durante el Jurásico Temprano (Smith y Tipper, 1986; Aberhan, 1999), que ha sido llamada Provincia Transicional Norteamericana, y se incluye en el Reino del Tethys (véase más abajo).

Durante el Pliensbachiano la Provincia Boreal de la región noratlántica estaba caracterizada por los géneros *Hippopodium* Sowerby y *Meleagrinella* Whitfield, junto con *Rollieria* Cossmann, *Ryderia* Wilton, *Pronoella* Fischer, *Quenstedtia* Morris y Lycett, *Tancredia* Lycett, *Thracia* Leach, *Tutcheria* Cox, *Laevitrigonia* Deecke y *Orthotrigonia* Cox (Liu, 1995). Dentro de esta provincia, la región de Inglaterra puede ser considerada como un centro endémico. Durante el Bathoniano persistió *Meleagrinella*, mientras que *Arctica* Schumacher apareció como un género característico, al que se agregaron en el Caloviano *Lopatinia* Schmidt, *Strimodiolus* Fürsich, *Praebuchia* Zakharov, *Costicamptonectes* Fürsich y *Mclearnia* Crickmay, y en el Oxfordiano y Kimmeridgiano *Discolorípes* Wellnhofer y *Buchia* Rouillier (Liu, 1995). En Eurasia y América del Norte los géneros de bivalvos boreales característicos incluían *Arctotis* Bodylevsky, *Meleagrinella, Striatoamussium* Aberhan, *Kolymonectes* Milova, *Ochotochlamys* Milova, *Radulonectites* Hayami, *Palmoxytoma* Cox y *Agerchlamys* Damborenea, y algunas especies de *Retroceramus* Koshelkina y *Oxytoma* Meek (Shurygin, 2005).

***Provincia Transicional Norte Europea*** [= *Northern Transitional Province* (Liu, 1995)]. A partir del Caloviano Lui (1995) reconoció un área transicional, cuya fauna de bivalvos incluía una mezcla de elementos boreales y tethyanos, coexistiendo con unos pocos endémicos, a la que denominó Provincia Transicional Norte Europea (Figs. 2, 3). A pesar que los elementos tethyanos eran allí más abundantes que los boreales, teniendo en cuenta la baja diversidad de las faunas boreales, este biocorema fue referido al Reino Boreal (Liu,

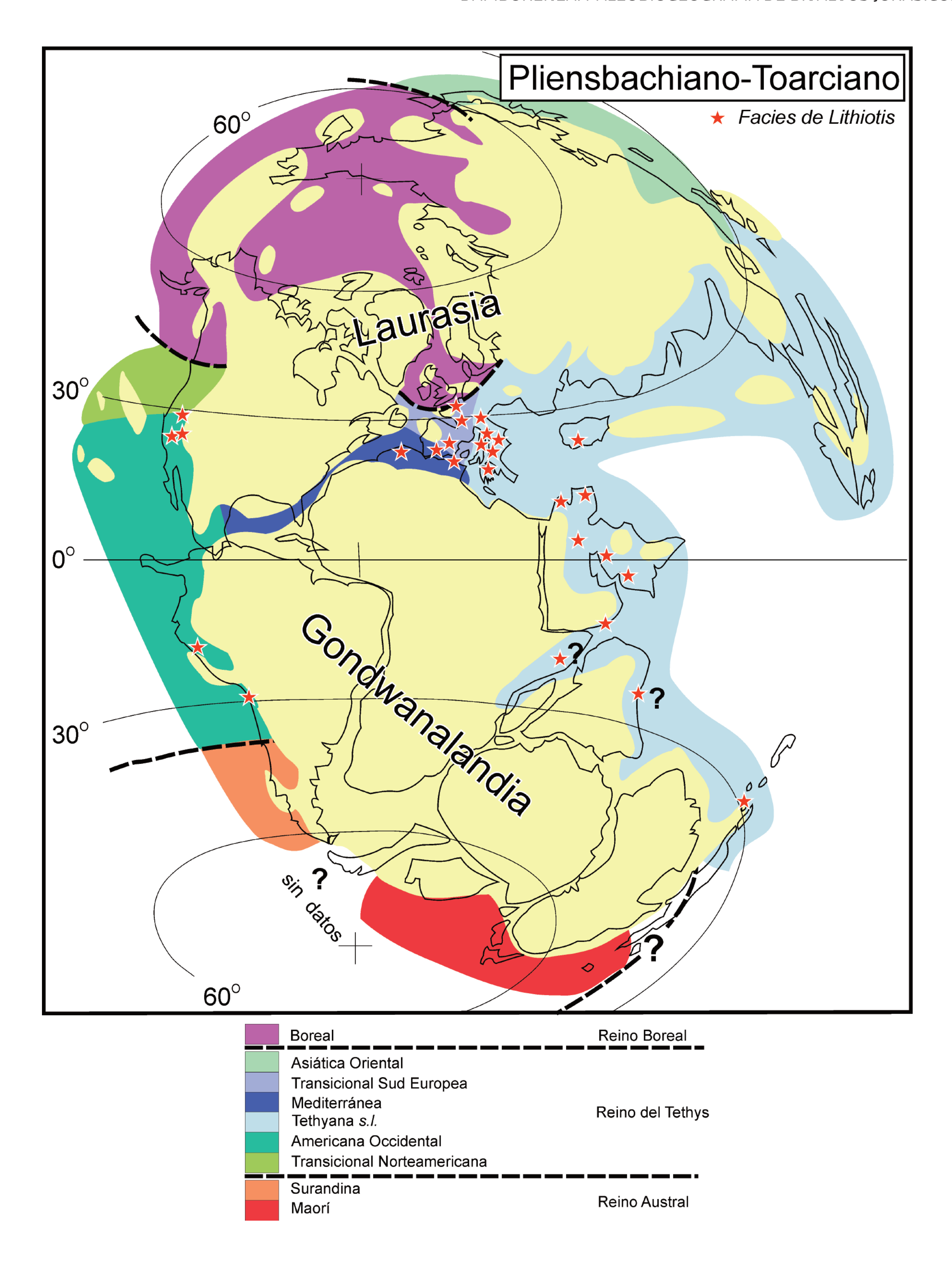



**Figura 1.** Biocoremas del Jurásico Temprano reconocidos sobre la base de la distribución de los bivalvos marinos. El mapa base se ha recopilado de numerosas fuentes, y ha sido actualizado según Golonka (2002). La extensión de las unidades biogeográficas se discute en el texto. Las estrellas indican la localización de bivalvos de la facies de *Lithiotis*.

1995). Comprendía Gran Bretaña y Europa oriental, y su límite sur con el Reino del Tethys migró hacia el sur durante el Jurásico Tardío.

### *Reino del Tethys*

Las faunas de bivalvos del mar de Tethys fueron abundantes y muy diversas durante todo el Jurásico. El Reino de Tethys como unidad paleobiogeográfica tuvo una estructura e historia complejas debido a su gran extensión territorial y su altísima diversidad faunística. Esta unidad evolucionó con el tiempo durante el Jurásico a consecuencia de los importantes eventos geotectónicos producidos en ese lapso, especialmente la disgregación de la Pangea, que influyó directamente en factores ambientales básicos, como los patrones de circulación de agua oceánica. El Reino del Tethys no estaba entonces restringido al Neotethys, sino que comprendía también las faunas de bajas latitudes del Este del Paleopacífico, de la región del Paleoatlántico Norte, y de parte del Paleopacífico (tanto en Gondwanalandia como en Laurasia).

Para el Pliensbachiano–Toarciano esta unidad estaba caracterizada por la presencia de varios géneros de bivalvos de gran tamaño y conchilla gruesa que fueron formadores de arrecifes o estaban asociados a esos ambientes, llamados en conjunto por algunos autores "Fauna de *Lithiotis*". Estos incluyen (entre otros) los géneros *Gervilleioperna* Krumbeck, *Mytiloperna* Ihering, *Lithiotis* Gümbel, *Cochlearites* Reis, *Lithioperna* Accorsi-Benini, *Pseudopachymytilus* Krumbeck, *Opisoma* Stoliczka, y *Pachymegalodon* Gümbel (Accorsi-Benini, 1985). Se distribuyeron en una banda de baja paleolatitud a lo largo de los márgenes australes del Tethys: sur de los Alpes, España, Francia, Eslovenia, Croacia, Albania, Marruecos, Omán, Emiratos Árabes, sur de Irán, Somalía?, sur del Tíbet, Indonesia (Timor), oeste de América del Norte, Perú y norte de Chile (Hillebrandt, 1971; Bosellini, 1972; Hallam, 1975; Broglio-Loriga y Neri, 1976; du Dresnay, 1977; Geyer, 1977; Lee, 1983; Nauss y Smith, 1988; Buser y Debeljak, 1996; Yin y Wan, 1998; Krobicki y Golonka, 2009, 2014, y Fig. 1 aquí).

Heinze (1996) comparó la distribución de las faunas de bivalvos a lo largo de las márgenes del norte del Tethys (Provincia "Europea") con los de las márgenes del sur del Tethys (Provincia Etiópica). Este autor documentó un marcado incremento del endemismo entre los bivalvos etiópicos desde el Bathoniano al Tithoniano, especialmente entre los Arcoida, Trigonioida y Nuculoida, situación que atribuyó en parte al incremento del ancho del mar de Tethys y su creciente eficiencia como barrera faunística. De todos modos, no debe olvidarse que los bivalvos de los márgenes australes del Tethys son mucho mejor conocidos que los del margen noreste (Liu, 1995; Liu *et al*., 1998), y que no existe a la fecha ningún estudio que abarque a estos últimos desde un punto de vista biogeográfico.

Dentro del Reino del Tethys, distintos autores reconocieron entre tres y cinco unidades subordinadas que se tratan a continuación, mientras que las regiones que carecen de estudios detallados se refieren aquí como Tethys *s.l.* Por ejemplo, para el Triásico Niu *et al*. (2011) reconocieron una Provincia Tethyana sudoriental (*Southeast Tethyan Province*), pero la continuidad de ese biocorema en el Jurásico no es muy clara, aunque Damborenea *et al*. (2013) refirieron a esa unidad faunas del norte de la India, sur de Tíbet y oeste de Australia y Nueva Guinea. Esas faunas están muy pobremente conocidas y su distribución debiera revisarse en un contexto geotectónico actualizado que tome en cuenta los diversos bloques alóctonos y la complicada historia paleogeográfica del Tethys oriental durante el Jurásico.

***Provincia Mediterránea*** [= *Mediterranean Bivalve Province* (Liu, 1995); parte de la *European Province* de Hallam (1977)]. La Provincia Mediterránea está caracterizada por bivalvos típicamente tethyanos y ausencia de elementos boreales (Liu, 1995). Esta Provincia es el núcleo del Reino del Tethys, pero cabe aclarar que la etiqueta de "faunas europeas" ha tenido significados muy diferentes para distintos autores. Según Hallam (1977), durante el Jurásico Temprano esas faunas se extendían desde Groenlandia oriental hasta el sur de Europa. Más tarde el apelativo de "Provincia Europea" fue utilizado para las faunas del norte del Tethys (Heinze, 1996), extendiéndose desde Tíbet al oeste hasta Portugal al este. Por otro lado, en el sentido restringido de Liu (1995, véase también Liu *et al*., 1998), la Provincia Mediterránea comprendía los márgenes sudoccidentales del Tethys (España, Portugal, sur de Francia, Marruecos, Túnez), alcanzando por el oeste hasta Texas y México (Figs. 1–3).

En su sentido más amplio la Provincia Europea de Hallam (1977) estaba caracterizada por unos pocos géneros endémicos, por la abundancia de especies de *Pseudopecten*

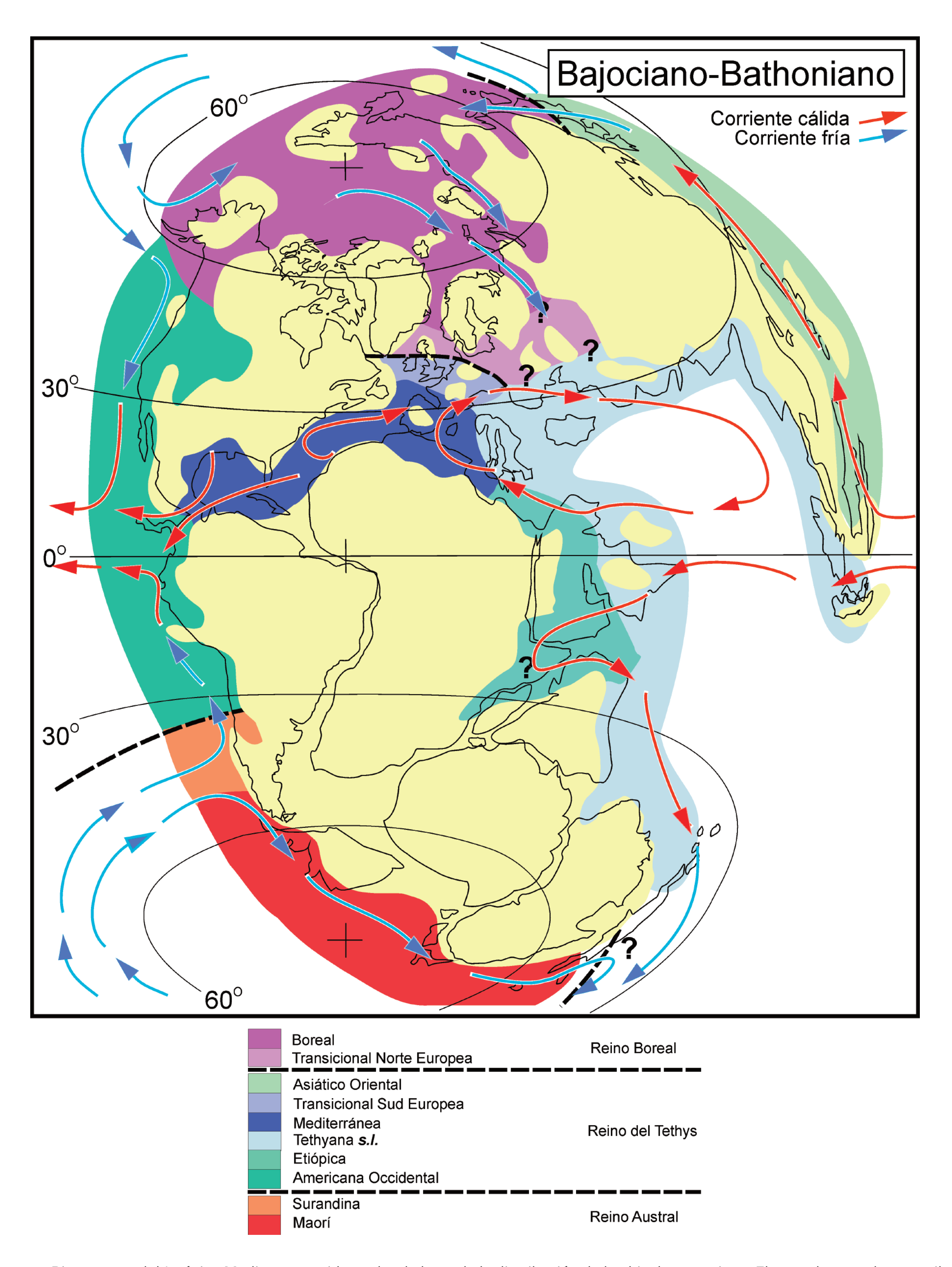



**Figura 2.** Biocoremas del Jurásico Medio reconocidos sobre la base de la distribución de los bivalvos marinos. El mapa base se ha recopilado de numerosas fuentes, y ha sido actualizado según Golonka (2002). La extensión de las unidades biogeográficas se discute en el texto. Las flechas representan una simplificación de los patrones inferidos de circulación acuática superficial para el verano luego de la apertura del Corredor Hispánico (véase discusión en el texto).

Bayle, y por las especies del linaje de *Gryphaea arcuata* Lamarck-*gigantea* Sowerby en el Jurásico Temprano, del linaje de *G. bilobata* Sowerby-*dilatata* Sowerby en el Jurásico Medio, y por la ausencia de *Exogyra* Say en el Jurásico Tardío.

Estas faunas parecen haber sido muy homogéneas a pesar de las inmensas áreas involucradas, indicando una ruta de dispersión de este a oeste a lo largo del norte del Tethys como resultado de la circulación del sistema de corrientes superficiales de agua en sentido reloj (Heinze, 1996; Arias, 2008; Fig. 2 aquí).

Durante el Pliensbaquiano la Provincia Mediterránea poseía un grado de endemismo relativamente alto, incluyendo los bivalvos de la "fauna de *Lithiotis*" ya mencionados, junto con *Arcomytilus* Agassiz, *Areocuculla* Cossmann, *Daharina* Dubar, *Platymyoidea* Cox, *Trichites* Voltz, *Praeconia* Stoliczka, etc. (Liu, 1995). Esta unidad cubrió áreas más amplias durante el Jurásico Medio y Tardío, incluyendo España, Francia, norte de África y probablemente llegando a México oriental, estando entonces caracterizado por la presencia de *Eligmus* Eudes-Deslongchamps.

***Provincia Asiática Oriental*** [= *East Asian Province* (Hallam, 1977)]. Las faunas de bivalvos del Jurásico Temprano del este Asiático contienen géneros en su mayoría cosmopolitas, pero a nivel de especie parecen ser más fácilmente caracterizables por su endemismo (Hayami, 1984). Esta unidad es considerada como una extensión oriental de las faunas tethyanas, al menos para el Toarciano de Japón y Guangdong (Fig. 1). Según Hayami (1990) la Provincia Asiática Oriental estaba situada en zonas de temperaturas medias a frías del margen euroasiático, y se extendió hacia el sur con el tiempo (Hayami, 1984, 1989), para el Jurásico Tardío llegando a incluir Borneo y las Filipinas (Fig. 3).

Hallam (1977) y Hayami (1989, 1990) caracterizaron este biocorema por la presencia de géneros de amplia distribución, como *Weyla* Böhm, *Lithiotis, Opisoma, Ceratomya* Sandberger, *Arctotis, Maclearnia, Buchia, Malayomaorica* Jeletzky, *Spondylopecten* Roeder, *Eligmus,* Diceratidae y Megalodontidae; y por algunos géneros endémicos, como *Geratrigonia* Kobayashi, *Yokoyamaina* Hayami y *Crenotrapezium* Hayami en el Jurásico Temprano, *Kobayashites* Hayami y *Latitrigonia* Kobayashi en el Jurásico Medio, y *Torinosucatella Tamura, Somapecten* Kimura, *Nipponitrigonia* Cox, *Neoburmesia* Yabe y Sato y *Tetorimya* Hayami en el Jurásico Tardío, y remarcaron su cambio gradual hacia las faunas Boreales. Para el Jurásico Medio se conocen muy pocos datos, que indican de todos modos que las faunas de bivalvos del este asiático eran transicionales a las boreales. Durante el Jurásico Tardío *Somapecten* fue aparentemente endémico en las áreas australes de esta región (Hayami, 1984, 1989).

Las regiones del norte de esta unidad representaban claramente la transición entre los reinos Boreal y del Tethys, pero la Provincia Asiática Oriental es referida generalmente a este último. Sus afinidades con el Reino Boreal eran más marcadas durante el Jurásico Temprano (Chen, 1982), y es evidente que el límite oscilaba con el tiempo. Hayami (1989) distinguió dos subprovincias, una al sur (sudeste de China, Filipinas, Borneo) y otra al norte (Honshu, noreste de China). Ese autor caracterizó la subprovincia del sur por la presencia de *Somapecten,* y aclaró que esta unidad puede ser distinguida de la Provincia Etiópica por diferentes géneros de trigonioideos y por la ausencia de *Spondylopecten* Roeder, *Eligmus, Gryphaea* Lamarck y *Diceras* Lamarck.

***Provincia Transicional Sud Europea*** [= *Southern (European) Transitional Province* (Liu, 1995)]. Nuevamente, esta provincia está caracterizada por una mezcla de bivalvos boreales y tethyanos, pero con fuerte influencia tethyana y ausencia de elementos típicamente boreales. Esta unidad no es reconocible para el Jurásico Tardío (Liu, 1995). Se extendía por parte de Europa sudoccidental (norte de España y sur de Francia para el Jurásico Temprano, sur de Gran Bretaña y Francia para el Jurásico Medio). *Weyla* y *Lithiotis* fueron géneros tethyanos pliensbachianos presentes en esta provincia, mientras que para el Jurásico Medio estaba caracterizada por la presencia de varios géneros endémicos, entre ellos *Isotancredia* Chavan, *Limopsis* Sassi, *Mesolinga* Chavan, *Girardotia* de Loriol y *Leckhamptonia* Cox y Arkell. El límite norte de esta provincia migró hacia el norte durante el Bathoniano y hacia el sur durante el Caloviano y Oxfordiano (Liu, 1995).

***Provincia Transicional Norteamericana*** [= *North American Transitional Province* = *Mixed fauna* en Smith y Tipper (1986)]. Para las áreas cratónicas del oeste de América del Norte se reconoció para el Jurásico Temprano una fauna mixta de ammonoideos, con elementos tanto boreales como tethyanos (Pliensbachiano, Smith y Tipper, 1986), que fue utilizada para calcular el movimiento relativo entre los terrenos alóc-

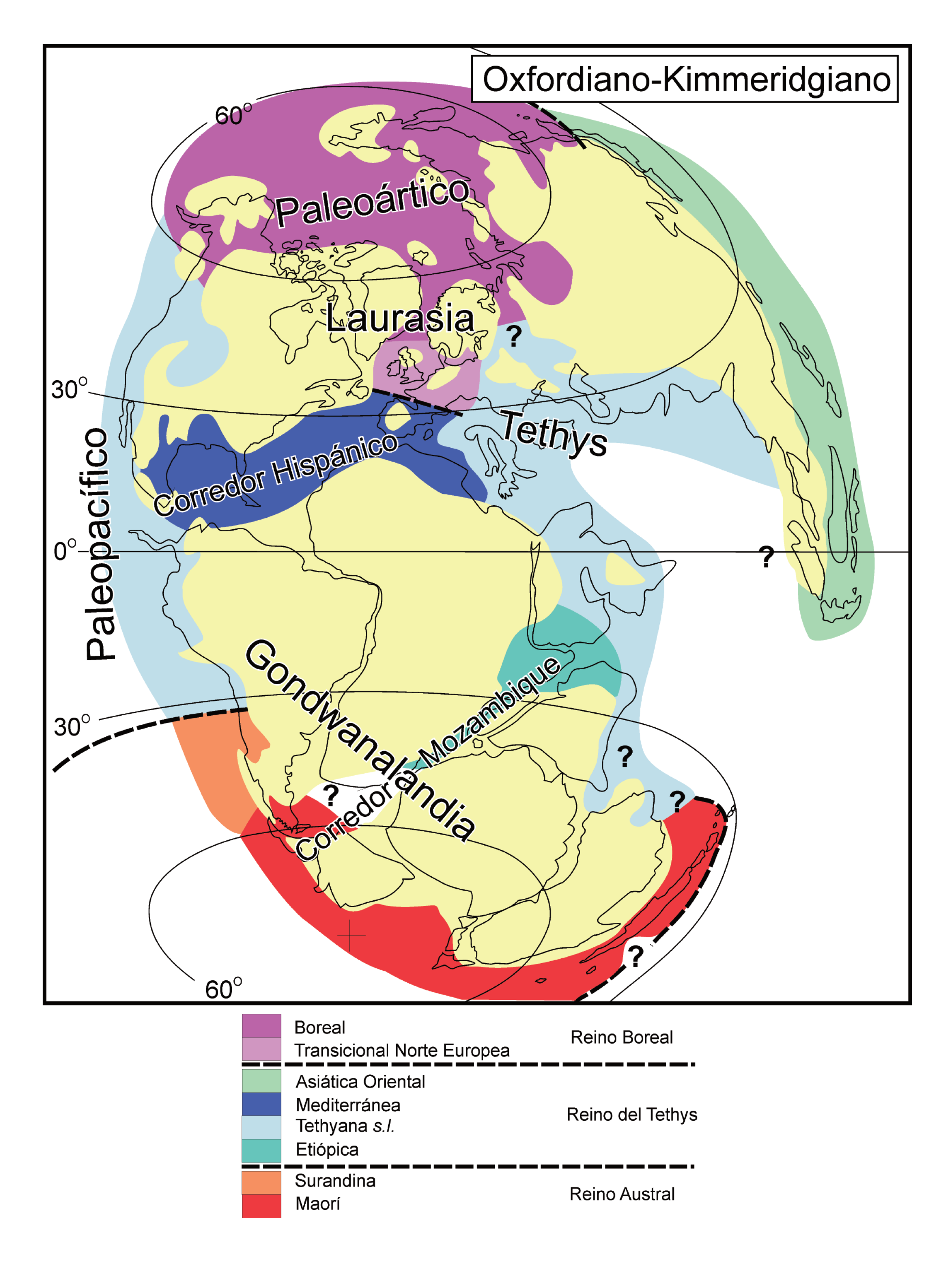



**Figura 3.** Biocoremas del Jurásico Tardío reconocidos sobre la base de la distribución de los bivalvos marinos. El mapa base se ha recopilado de numerosas fuentes, y ha sido actualizado según Golonka (2002). La extensión de las unidades biogeográficas se discute en el texto. Se indican los términos paleogeográficos que se mencionan en el texto.

tonos de la región. Una unidad equivalente, pero basada sobre la distribución de los bivalvos, fue propuesta por Aberhan (1999), definida por la presencia simultánea de géneros de pectinoideos característicos de bajas y altas latitudes. Esta unidad está restringida en el tiempo al Jurásico Temprano, no se han reconocido unidades equivalentes para el resto del Jurásico.

***Provincia Etiópica*** [= *Ethiopian Bivalve Province* (Hallam, 1977) = *East African unit* en Damborenea (2002a)]. Hallam (1977) caracterizó la Provincia Etiópica, reconocible desde el Jurásico Medio, sobre la base de varios géneros endémicos, y mencionó la distribución de la especie *Weyla ambongoensis* (Thevenin) como un precursor endémico ya desde el Toarciano. Según la mayoría de los autores esta provincia se extendió en Gondwanalandia oriental en el margen sur del Tethys, incluyendo el norte y este de África, el Medio Oriente, India y Madagascar (Figs. 2–3). Kiessling *et al.* (2011) confirmaron la continuidad de la Provincia Etiópica en el Caloviano hasta el Kimmeridgiano sobre la base de la distribución de corales, braquiópodos y bivalvos, pero la restringieron en extensión a Túnez, el Levante, Arabia y parte de África Oriental, excluyendo Tanzania y la India. A medida que incrementaba el endemismo, Abdelhady y Fürsich (2015) reconocienron para el Oxfordiano una Subprovincia Sudoriental (= *Indo-Malagasy*), mientras que Heinze (1996) propuso las subprovincias Etiópico-Tethyana (*Ethiopian-Tethyan*) y Etiópica Austral (*Ethiopian-Austral*) para el Jurásico más tardío. El límite norte de la Provincia Etiópica con la Provincia Mediterránea estaba pobremente definido, y se considera que la zona de transición se ubicaba en la región de la península arábica.

Esta provincia puede ser caracterizada ya desde el Jurásico Medio por especies endémicas (Liu *et al.*, 1998), y desde el Bajociano en adelante por géneros como *Indolucina* Fürsich *et al.*, *Agrawalimya* Singh *et al.*, *Indocorbula* Fürsich *et al.*, *Indomya* Jaitly, *Indoweyla* Fürsich y Heinze, *Venilicyprina* Fürsich *et al.* (Damborenea *et al.*, 2013). Según Heinze (1996) alrededor del 35% de las especies de bivalvos eran endémicas de esta provincia en el Bathoniano y Caloviano, y luego, desde el Caloviano al Tithoniano, el biocorema se hizo más distintivo (Abdelhady y Fürsich, 2015).

La Provincia Etiópica es considerada consistentemente por todos los autores como parte del Reino del Tethys en el Jurásico, debido al alto porcentaje de géneros estrictamente de bajas latitudes (66% para el Aaleniano–Bajociano y 88% para el Bathoniano–Calloviano), y ausencia de taxones de altas latitudes. Sin embargo, la influencia de estos últimos se incrementó en forma continua hacia el final del Jurásico, alcanzando 14% en el Tithoniano–Berriasiano (Damborenea, 2002a), muy probablemente como consecuencia de la apertura del corredor de Mozambique o Sudafricano (Hallam, 1983; Heinze, 1996), documentada además por la dispersión hacia el sur (Sudáfrica e incluso algunos hacia América del Sur) de géneros tethyanos, como *Pisotrigonia* van Hoepen, *Seebachia* Holub y Neumayr, *Tendagurium* Dietrich y *Megacucullaea* Rennie, hacia el final del Jurásico Tardío–Cretácico Temprano (Riccardi, 1977).

Durante el Cretácico esta Provincia se dividió en dos biocoremas. Mientras uno de ellos, la Provincia Africana Oriental (*East African Province*) fue considerado por Kauffman (1973) como parte del Reino Templado Sur (*South Temperate Realm*), el otro, la Subprovincia India Norte (*North Indian Subprovince*), retuvo la influencia tethyana.

***Provincia Americana Occidental*** [= *West American Province* (Hallam, 1977); incluye la Provincia Norandina (*North Andean Province*) en Damborenea (2002a)]. Esta unidad se extiende a lo largo de las costas del este del Paleopacífico en América del Norte y del Sur, incluye algunos de los terrenos desplazados de América del Norte, y es reconocible durante el Jurásico Temprano y Medio (Figs. 1–2).

Los géneros *Lithiotis* y *Opisoma*, típicos de los trópicos del Jurásico durante el Pliensbachiano, se extendieron desde el oeste de América del Norte hasta el norte de Chile. Otros elementos característicos de esta unidad son: la abundancia y diversidad de los pectinoideos *Weyla* y *Lywea* Damborenea, pterioideos de gran tamaño y conchilla torsionada (*Gervilletia* Damborenea, *Gervilleiognoma* Aberhan y Hillebrandt), el arcoideo *Ashcroftia* Crickmay, y varios géneros de trigonioideos. Hallam (1977) reconoció esta unidad también en el Jurásico Medio, sobre la base de unas pocas especies de géneros tethyanos, pero aclaró que por entonces la fauna de esta unidad era una versión empobrecida de las europeas. Las faunas andinas del Jurásico Tardío no se conocen todavía muy adecuadamente, y por ello se refieren por el momento al Reino de Tethys *s.l.* (Fig. 3). Por otra parte Hayami (1989, fig. 2) mapeó la distribución de dos “faunas” dentro

de este biocorema para el Triásico y Jurásico: una fauna Pacífica Norteamericana y una fauna Pacífica Sudamericana, pero no ofreció una discusión de estas unidades.

La Provincia Americana Occidental es considerada por la mayoría de los autores como parte del Reino del Tethys, ya que su contenido faunístico tiene una marcada influencia mediterránea a partir de la apertura del Corredor Hispánico.

En América del Sur puede reconocerse dentro de esta unidad un centro endémico norandino para el Pliensbachiano–Toarciano (9% de géneros endémicos), que aparece esporádicamente y podría ser identificable hasta el Aaleniano, pero los datos disponibles para tiempos más recientes dentro del Jurásico son demasiado escasos e incompletos.

### *Reino Austral*

El concepto de la existencia de una fauna marina austral mesozoica distintiva es antiguo [= *South Temperate Realm* (Kauffman, 1973); *southern circum-Gondwana* o *Austral bivalve fauna* (Crame, 1987); *Austral Realm* (Damborenea, 1993)], y los mayores hitos son los siguientes: Kauffman (1973) caracterizó un Reino Templado Sur sobre la base de bivalvos cretácicos; Stevens (1977) propuso un Reino Austral desde el Cretácico Temprano en adelante sobre la base de la distribución de los belemnites; por su parte Crame (1987) reconoció la existencia de una fauna de bivalvos Austral (*southern circum-Gondwana or Austral bivalve fauna*) a partir del Kimmeridgiano; y Challinor (1991) también reconoció una Provincia Surpacífica sobre la base de la distribución de belemnites del Jurásico Medio y Tardío.

Específicamente para los bivalvos jurásicos, ya Crame (1987) caracterizó una fauna de bivalvos Austral por la presencia de *Malayomaorica* Jeletzky, ciertas especies de *Retroceramus*, *Jeletzkiella* Jones y Plafker, *Arctotis*, *Australobuchia* Zakharov y "*Otapiria*" Marwick. El Reino Austral fue propuesto originalmente para el Jurásico Temprano sobre la base de la distribución de los pectinoideos, y caracterizado por géneros de Monotidae, Oxytomidae, Pectinidae y Plicatulidae con distribuciones endémicas o bipolares (Damborenea, 1993). Así definido, este biocorema puede ya reconocerse desde el Triásico, durante todo el Jurásico (Damborenea, 1993), y también en el Cretácico (Crame, 1987; Kauffman, 1973).

Con respecto a su extensión, la mejor región para analizar las relaciones del Reino Austral con otras unidades es a lo largo de los Andes de América del Sur (Damborenea y Echevarría, 2015). Allí, a pesar de que no se pueden establecer límites netos, se reconoce una franja de fauna mixta (tethyana y austral) que fluctuó en posición con el tiempo. Son varios los factores que han permitido estas observaciones, aparte de la existencia de datos casi continuos a lo largo de un amplio rango paleolatitudinal: la posición latitudinal media de esta región en el Jurásico, la ausencia de barreras a lo largo del margen occidental de Paleopacífico, la probable naturaleza pantrópica de las faunas tethyanas (Newton, 1988), y el desarrollo de una conexión somera con el Tethys occidental (Corredor Hispánico) desde el Jurásico Temprano en adelante (Damborenea y Manceñido, 1979, 1988; Hallam, 1983).

En el Reino Austral el endemismo de los géneros de bivalvos fue muy alto para el Triásico más tardío, pero, como es de esperar luego de una crisis biótica importante, después de la extinción Triásico/Jurásico el endemismo se redujo a un 15 a 30% para el Jurásico Temprano. Para el Jurásico Medio y Tardío, si bien no se recuperaron los valores del Triásico, el endemismo oscila alrededor de 30% (Damborenea, 2002a). Es evidente que los niveles de endemismo de las regiones australes nunca alcanzaron los valores de las zonas boreales (muy probablemente debido a la diferente configuración geográfica de los mares abiertos del sur y los cerrados del norte), y por esa razón la continuidad en el tiempo de esta unidad no es aceptada por algunos autores (Westermann, 2000b).

El desarrollo de este biocorema puede ser seguido con continuidad en el tiempo desde el Triásico Tardío, cuando la Provincia Maorí estaba bien definida (Diener, 1916), hasta el Cretácico (*South Temperate Realm* en Kauffman, 1973), con una breve interrupción durante el Hettangiano y el Sinemuriano (véase discusión en Damborenea, 2002a,b). Según Kauffman (1973) el Reino Templado Sur estaba relativamente maduro para comienzos del Cretácico, con dos provincias bien definidas por entonces: Austral y Africana Oriental.

La típica fauna Austral de bivalvos de fines del Jurásico en adelante fue interpretada por Crame (1987) como reflejo de las condiciones climáticas, ya que a los taxones endémicos se le agregan algunas características claves, como la ausencia de taxones de aguas cálidas (corales hermatípicos,

rudistas), y la bipolaridad de muchos de los géneros presentes. Esta explicación puede extrapolarse a faunas jurásicas más antiguas sobre la base de nuevos datos que se han conocido desde entonces (Damborenea, 2002a,b).

***Provincia Surandina*** [= *South Andean Province* (Damborenea, 2002a)]. La Provincia Surandina es reconocible a lo largo de casi todo el Jurásico como una unidad transicional entre las faunas de los reinos Austral y del Tethys (Figs. 1–3). Se la incluye en el Reino Austral debido a la presencia de géneros de distribución antitropical, como *Kalentera* Marwick, *Kolymonectes*, *Radulonectites*, *Ochotochlamys* Milova, *Asoella* Tokuyama y *Harpax* Parkinson (Damborenea, 1993). En sus comienzos se reconoció como un centro endémico durante el Sinemuriano, con los géneros endémicos *Gervilletia*, *Groeberella* Leanza, *Lywea* y *Quadratojaworskiella* Pérez, que convivieron con géneros de distribución austral y antitropical. La extinción de principios del Toarciano afectó más a las especies endémicas que a las demás en la región andina (Aberhan y Fürsich, 2000). Esta unidad puede todavía distinguirse para los tiempos del Jurásico Medio y Tardío, con unos pocos géneros endémicos de trigonioideos, y una disminución relativa de taxones de altas latitudes.

***Provincia Maorí*** [= *Maorian Province* (Diener (1916), para el Triásico)]. Sobre la base de la distribución de los bivalvos, Hallam (1977) ya había reconocido una Provincia Pacífica Sudoccidental (*South West Pacific Province*), abarcando Nueva Zelanda y Nueva Caledonia, a la que consideró imperfectamente conocida. Al altísimo endemismo observado durante el Triásico le siguió un período en el que esta unidad dejó de ser reconocible luego de la crisis biótica de fines del Triásico, abarcando por lo menos el Hettangiano y el Sinemuriano (Damborenea, 2002a). No obstante, esta unidad está nuevamente bien caracterizada para el resto del Jurásico, ya que para el Pliensbachiano–Toarciano se había recuperado, con alrededor del 22% de géneros endémicos, incluyendo *Torastarte* Marwick y *Pseudaucella* Marwick (Grant-Mackie *et al*., 2000), y un 44% de géneros de altas latitudes (Damborenea, 2002a). Inmediatamente después, sin embargo, el endemismo de la Provincia Maorí bajó al 17% al principio del Jurásico Medio, esta vez probablemente como consecuencia de la extinción del Toarciano temprano. El endemismo de géneros de bivalvos se mantuvo a lo largo del Jurásico Medio en niveles bajos, oscilando entre 15 y 20%, acompañado por un incremento en el porcentaje de géneros de altas latitudes. Esto provocó que varios autores propusieran que la Provincia Maorí dejó de ser reconocible a principios del Jurásico Medio, y las regiones de Nueva Zelanda y Nueva Caledonia fueron incluidas en el Reino del Tethys (Stevens, 1980, 1990; Grant-Mackie *et al*., 2000). Por otra parte, Damborenea (2002a) concluyó que este biocorema puede aún reconocerse, aunque probablemente con un rango menor, a lo largo del Jurásico Medio, sobre la base de unos pocos géneros endémicos, como *Haastina* Marwick (Bajociano), *Malagasitrigonia* Cox (Aaleniano–Bajociano), *Kanakimya* Campbell y Grant-Mackie (Aaleniano–Bajociano) y *Moewakamya* Campbell y Grant-Mackie (Bathoniano–Oxfordiano). El endemismo en la unidad Maorí continuó disminuyendo durante el Jurásico Tardío (13% durante el Oxfordiano–Kimmeridgiano y solamente 8% durante el Tithoniano–Berriasiano), incluyendo *Moewakamya*, *Jeletzkiella* y *Praeaucellina* Crame, mientras *Malayomaorica* extendió su distribución a Australia-Nueva Guinea. Esta unidad se extendió entonces geográficamente, para incluir la Antártida y la plataforma del Atlántico Sur (Damborenea, 2002a), e incluso algunas regiones de la Indonesia (Pacífico occidental) que durante el Jurásico Temprano había pertenecido sin dudas a las faunas Tethyanas, como Timor, Sula, Buru, Celebes orientales y Ceram (Fig. 3) (Hayami, 1984).

## EVOLUCIÓN GENERAL DE LOS PATRONES PALEOBIOGEOGRÁFICOS

Como ya fuera puntualizado por Hayami (1989), la distribución geográfica de la mayoría de los géneros de bivalvos fue llamativamente conservadora durante la totalidad de sus rangos estratigráficos, de modo que una vez establecidas, las provincias paleogeográficas tendieron a perdurar por largos períodos de tiempo. Esta estabilidad relativa de los principales biocoremas basados sobre bivalvos es evidente también luego de una comparación de las unidades triásicas, jurásicas y cretácicas del Hemisferio Sur (Damborenea, 2002b, fig. 7; Damborenea *et al*., 2013, fig. 5.11), que sin embargo fueron claramente afectadas por las crisis de biodiversidad y por eventos geotectónicos significativos. Durante el Jurásico, tanto las crisis del Triásico/Jurásico y del Toarciano temprano, como la apertura de los corredores oceánicos Hispánico y de Mozambique, estuvieron de

algún modo relacionadas con la evolución de las unidades paleobiogeográficas.

Inmediatamente después de la crisis biótica de fines del Triásico que afectó seriamente a los bivalvos (Ros *et al*., 2011, 2012), disminuyó drásticamente el endemismo, y los patrones paleobiogeográficos previos (del Triásico Tardío) se desdibujaron casi completamente; en consecuencia, las faunas hettangianas eran muy homogéneas pero poco diversas. La recuperación relativamente rápida de varios grupos sistemáticos de bivalvos (Hallam, 1981, 1996; McRoberts *et al*., 1995; Wignall y Bond, 2008; Hautmann *et al*., 2008; Damborenea *et al*., 2017), junto con el constante incremento de los taxones endémicos, permitió el reconocimiento de faunas Boreales, Tethyanas y Australes ya para el Sinemuriano tardío–Pliensbachiano temprano (Fig. 1), con dos unidades en el Reino Austral y cinco en el Reino del Tethys.

La apertura del Corredor Hispánico fue un evento clave, ya que produjo un cambio sustancial en los patrones de circulación superficial del agua, con el establecimiento de una corriente circum-ecuatorial, y mucha menos estacionalidad en la circulación dentro del mar de Tethys (Parrish, 1992; Arias, 2008; Fig. 2). La distribución de los bivalvos proporcionó incluso argumentos muy significativos para la discusión del momento en que se estableció la conexión (Damborenea y Manceñido, 1979; Hallam, 1983; Smith y Tipper, 1986; Nauss y Smith, 1988; Newton, 1988; Smith, 1989; Damborenea, 2000; Aberhan, 2001; Sha, 2002; Damborenea *et al*., 2013). Hubo entonces un incremento súbito en la similitud de las faunas de bivalvos a ambos lados del Corredor Hispánico, comenzando en el Sinemuriano, partiendo de bajos valores durante el Triásico Tardío, y alcanzando los picos de similitud entre las faunas de ambos extremos del corredor alrededor del Pliensbachiano–Toarciano (Damborenea *et al*., 2013, fig. 6.3). Las primeras conexiones marinas muy probablemente funcionaron al principio como un filtro, siendo todavía una barrera para las faunas neríticas, pero la conexión abierta estaba ya bien establecida para el Pliensbachiano–Toarciano, permitiendo a partir de entonces un intercambio importante de organismos bentónicos, tanto de este a oeste como en sentido contrario.

Durante el Pliensbachiano tardío–Toarciano temprano se expandieron a lo largo de los márgenes del sur del Neotethys los peculiares bivalvos formadores de arrecifes conocidos como facies de *Lithiotis* (Fig. 1). Indirectamente, esto también fue consecuencia de la crisis biótica de fines del Triásico, la que afectó severamente a los corales hermatípicos, y entonces el ecosistema arrecifal fue rápidamente copado por el desarrollo de arrecifes de *Lithiotis*, antes del restablecimiento de los arrecifes de escleractinios más tarde en el Jurásico (Stanley, 1997; Leinfelder *et al*., 2002; Fraser *et al*., 2004). Tanto el contexto geológico, como la geometría y la estructura interna de esos cuerpos arrecifales de *Lithiotis* fueron comparados con las calizas cretácicas con rudistas. Los arrecifes alpinos alcanzaron hasta 5 m de espesor y decenas de metros de longitud, y los bivalvos que los construyeron exhibían un amplio rango de adaptaciones, incluyendo conchillas muy espesas con valvas muy desiguales, una de ellas actuando como un fino opérculo elástico, crecimiento alométrico de las porciones apicales, y una notable variabilidad fenotípica (véase discusión en Chinzei, 1982; Savazzi, 1996; Posenato y Masetti, 2012). Se propuso incluso la posibilidad de simbiosis con algas verdes (Accorsi-Benini y Broglio-Loriga, 1977; Fraser *et al*., 2004), lo que fue luego desafiado sobre la base del análisis de los incrementos de crecimiento (Accorsi-Benini, 1985), atribuyéndose el gran tamaño de la conchilla a un crecimiento a tasas normales durante una muy larga vida (hasta 30 años).

Por su parte, la crisis biótica del Toarciano temprano afectó severamente a varios géneros de bivalvos de amplia distribución (por ejemplo *Weyla* Böhm, *Cardinia* Agassiz, *Posidonotis* Losacco), a la vez que significó el final de varios sobrevivientes vulnerables que habían superado la crisis de fines del Triásico (como *Kalentera*, *Kolymonectes*, *Harpax, Asoella*), pero sin embargo no perturbó al conjunto de los patrones paleobiogeográficos previamente establecidos. Aberhan y Fürsich (1997) propusieron que la desaparición preferencial de bivalvos endémicos de América del Sur fue otra de las consecuencias de la apertura del Corredor Hispánico, mediante la migración de taxones cosmopolitas hacia el Tethys.

Durante el Jurásico Medio las faunas Tethyanas se expandieron hacia mayores latitudes, alcanzando su máximo en el Bathoniano (Hallam, 1971), pero luego (durante el Caloviano) el límite entre las unidades Boreal y del Tethys migró nuevamente hacia el sur, alcanzando su máximo hacia el sur en el Oxfordiano (Liu, 1995).

Más tarde en el Jurásico la apertura del Corredor de Mozambique (= *Transgondwanan* o *South-African seaway*), separando África de India-Antártida, comunicó de forma efectiva el Océano Paleopacífico sur con el Tethys a lo largo de África oriental, causando cambios climáticos y paleoceanográficos muy significativos. Una clara disminución de la temperatura del agua en el oeste de la India ya en el Oxfordiano medio se relacionó con la apertura del corredor (Alberti *et al*., 2012), y los bivalvos proveen evidencias confiables de una conexión completa algo más tarde, alrededor del Tithoniano–Berriasiano (Hallam, 1977; Riccardi, 1977, 1991; Jeletzky, 1983). La presencia de taxones de bivalvos de altas latitudes en la Provincia Etiópica se incrementó en forma continua hacia fines del Jurásico (Damborenea, 2002a, tab. 2), al punto tal que este biocorema pasó de ser una provincia del Reino del Tethys en el Jurásico medio a pertenecer al Reino Templado Sur para los inicios del Cretácico (Kauffman, 1973; Damborenea, 2002b, fig. 7). La apertura de ese pasaje marino permitió el flujo de aguas polares hacia el norte, a la vez que se estabilizó una ruta de migración directa entre Madagascar y África del Sur con la Provincia Austral (Hallam, 1983; Riccardi, 1991; Abdelhady y Fürsich 2015).

El Jurásico más tardío coincide con un avance de las faunas de altas latitudes hacia el Ecuador en ambos hemisferios, y desde el punto de vista paleobiogeográfico, la continuidad con los patrones reconocidos en el Cretácico (Kauffman, 1973).

## GRUPOS TOLERANTES A BAJOS CONTENIDOS EN OXÍGENO

Algunos bivalvos jurásicos, caracterizados por valvas muy delgadas, planas y discoidales, tienen tendencia a aparecer en distintas regiones del mundo formando asociaciones con gran abundancia de individuos pero de bajísima diversidad (monoespecíficas o casi monoespecíficas). Otra característica común a estos bivalvos es su amplísima distribución geográfica, aún a nivel específico. En conjunto se los conoce informalmente como *"flat clams*" o "*paper pectens*" (Wignall, 1990), aunque sistemáticamente pertenecen a diversas familias de pterioideos. En el Jurásico Temprano los géneros más característicos fueron *Bositra* de Gregorio y *Pseudomytiloides* Koschelkina, de las llamadas lutitas con Posidonia (*Posidonienschiefer* o *Posidonia Shales*) de Alemania y otros lugares, también capas con *Posidonotis* en las Américas (Damborenea, 1989; Aberhan y Pálfy, 1996); y en el Jurásico Tardío *Aulacomyella* Heim (Kelly y Doyle, 1991; Leinfelder, 1993). Estos bivalvos se encuentran casi exclusivamente en grandes densidades sobre planos de estratificación de pelitas ricas en contenido de materia orgánica, que carecen de infauna o bioturbación, y que comúnmente están separados por intervalos estériles. Por estas razones se los ha relacionado con ambientes disaeróbicos o períodos con aguas pobres en contenido de oxígeno. Desde el punto de vista funcional, su alta relación superficie/volumen (sumado a su modo de vida epifaunal) puede interpretarse como una adaptación para incrementar la eficiencia de adquisición de oxígeno por los tejidos (Oschmann, 1993).

Damborenea (1987, 1989) y Aberhan y Pálfy (1996) revisaron los registros de *Posidonotis* en los Andes de América del Sur y en la Cordillera de América del Norte respectivamente, encontrando que los ejemplares provenientes de lutitas oscuras son consistentemente más pequeños que los que ocasionalmente aparecen en otros ambientes, como por ejemplo areniscas calcáreas. Sobre la base de la presencia de escotadura bisal en los estadíos juveniles, Aberhan y Pálfy (1996) propusieron un modo de vida inicialmente seudoplanctónico para las especies de *Posidonotis,* seguido por una fase con modo de vida bentónico reclinado o apoyado. Sin embargo, estos bivalvos no han sido nunca encontrados adheridos a objetos flotantes o a la deriva. Aun tomando en cuenta las limitaciones faciales, *Posidonotis* tenía sin dudas una amplia distribución latitudinal, aunque estaba ausente en las paleolatitudes más altas (Damborenea, 1987, 1993, 2002a; Aberhan y Pálfy, 1996; Damborenea *et al*., 2013).

Aun estando todos relacionados con facies pobres en oxígeno, cuando se analizan en detalle en conjunto con datos geoquímicos, los diferentes bivalvos de este grupo de *flat clams* muestran patrones de distribución algo diferentes. En Yorkshire (Gran Bretaña) *Bositra* era dominante en capas depositadas mientras los niveles de oxígeno declinaban justo antes del Evento Anóxico Oceánico del Toarciano temprano (OAE), mientras que durante el OAE dominaban pequeños *Pseudomytiloides* (Caswell y Coe, 2013). Al mismo tiempo, y en relación con el mismo evento anóxico, en la cuenca Neuquina (Argentina), el tamaño de la conchilla de *Posidonotis cancellata* (Leanza) se incrementaba en niveles

donde el δ13Corg decrecía, y la especie desapareció justo antes del OAE (Ros-Franch *et al.*, 2014). Otros *flat clams* han tenido una mayor tolerancia ambiental, pero cuando se concentraban en pavimentos de conchillas, estos siempre se interpretaron como formados en condiciones estresantes y anómalas del fondo del mar, como por ejemplo los pavimentos de *Entolium* Meek (véase Rivas *et al.*, 1997). Del mismo modo, las concentraciones de pequeños juveniles del veneroideo *Eomiodon* Cox del Jurásico Temprano de Italia fueron interpretadas como indicativas de aguas pobres en oxígeno en ambientes salobres (Posenato *et al.*, 2013).

## BIPOLARIDAD

Cuando se demostró que taxones que se suponían restringidos a regiones boreales se registraron también en latitudes altas del hemisferio sur, comenzó a hablarse de bivalvos mesozoicos bipolares (Crame, 1986, 1987, 1993; Damborenea, 1993). Varios géneros de bivalvos demostraron tener distribuciones bipolares o antitropicales durante el Jurásico Temprano (Damborenea, 1993, fig. 3; Damborenea *et al.*, 2013), entre ellos *Radulonectites, Agerchlamys, Otapiria, Kolymonectes, Ochotochlamys, Asoella, Arctotis, Harpax* y *Kalentera*. El pico de bipolaridad en ese momento puede haber estado relacionado con el cambio en el patrón de corrientes oceánicas pre-existentes y el establecimiento de una corriente circum-ecuatorial. La bipolaridad parece haber sido menos evidente en el Jurásico Medio, pero *Retroceramus* tenía especies muy similares entre sí en latitudes altas de ambos hemisferios (Damborenea, 1990). Hacia finales del Jurásico y principios del Cretácico los géneros antitropicales estaban nuevamente bien establecidos, al menos entre los inoceramoideos y los monotoideos (Crame, 1981, 1986, 1993, 1996). En resumen, puede decirse que la bipolaridad fue un fenómeno de gran escala, persistente en el tiempo durante todo el Jurásico en ambientes marinos. La mayoría de los géneros bipolares de bivalvos pertenecen a unas pocas familias, cada una de las cuales está integrada por una proporción de taxones exclusivos de altas latitudes mayor que la media: Kalenteridae, Monotidae, Inoceramidae, Oxytomidae, Trigoniidae, Retroceramidae y Buchiidae, las dos últimas especialmente diversas a altas latitudes (Damborenea, 2002a). Es más, hay incluso algunas pocas familias de bivalvos que en el Jurásico estaban restringidas a las altas latitudes, entre ellas los Asoellidae y los Minetrigoniidae.

## GRADIENTES LATITUDINALES

En la distribución de los invertebrados bentónicos marinos hay generalmente un fuerte control latitudinal, fenómeno especialmente conocido y estudiado en los bivalvos vivientes. Este aspecto ya fue ampliamente discutido en relación con los géneros de bivalvos jurásicos (Hallam, 1977). Sobre la base de la distribución de las faunas europeas (mejor conocidas por ese entonces), este autor reconoció una disminución de la diversidad hacia altas latitudes. Un análisis detallado realizado a nivel específico a lo largo de la región del Pacífico sudoccidental para el Jurásico Temprano (Damborenea, 1996; Damborenea *et al.*, 2013; Damborenea y Echevarría, 2015) ha demostrado que este patrón general se cumple, pero el esperado decrecimiento continuo en la diversidad hacia altas latitudes (Crame, 2000) está alterado por un aumento local que coincide con un incremento en la variedad de hábitats disponibles debido a la formación de la cuenca neuquina.

Por otra parte, la dinámica de diversidad diferencial que presentan algunos clados es un factor que está siendo investigado para entender mejor los factores determinantes de los patrones biogeográficos actuales y del pasado (Crame, 2002). Cuando la diversidad según la paleolatitud de bivalvos jurásicos se disecta sistemáticamente (Damborenea y Echevarría, 2015), algunos pocos grupos muestran un incremento relativo de la diversidad hacia altas latitudes (por ejemplo los Crassatelloidea, Nuculanoidea), mientras que muchos otros exhiben una significativa tendencia opuesta (por ejemplo los Trigonioidea, Pholadomyoidea, Mytiloidea), sugiriendo que las tendencias latitudinales observadas en algunos linajes vivientes (Crame, 2000) pueden haber tenido una historia mucho más antigua y compleja que lo que se pensaba.

Los gradientes de diversidad latitudinales están también bien documentados para el Jurásico Tardío, en este caso con claras asimetrías entre los Hemisferios Norte y Sur, las que pueden atribuirse a las grandes diferencias en los patrones de circulación del agua oceánica (Crame, 2002). Por otro lado, las diferencias observadas entre las faunas de bivalvos estrictamente etiópicas y aquellas de Tanzania y la India

durante el Jurásico Tardío también fueron relacionadas a gradientes latitudinales de temperatura (Kiessling *et al.*, 2011).

## CONCLUSIONES

Esta breve síntesis de la paleobiogeografía de los bivalvos marinos jurásicos, centrada en la extensión de las unidades biogeográficas reconocidas hasta el momento a nivel mundial, permite concluir que, a pesar de que el conocimiento básico de la distribución de estos organismos es todavía muy desigual en distintas regiones del planeta, es reconocible un patrón general relacionado con la paleolatitud. Las tres unidades de mayor jerarquía (Boreal, Tethys y Austral) han tenido continuidad durante el Jurásico, y su evolución puede seguirse además en el tiempo y relacionarse con patrones anteriores (permo-triásicos) y posteriores (cretácicos). La evolución de los biocoremas de rango menor está en varios casos muy relacionada con los grandes acontecimientos geotectónicos que ocurrieron durante el Jurásico, con la disgregación del supercontinente de Pangea y la aparición de corredores oceánicos, que alteraron lo patrones de circulación oceánica y por ende de intercambio faunístico (primero el Corredor Hispánico y luego el Corredor de Mozambique).

El esquema paleobiogeográfico aquí sintetizado es simplemente un bosquejo del estado actual del conocimiento, y que no se dispone al momento de una base de datos a nivel global lo suficientemente homogénea como para intentar un análisis cuantitativo riguroso de diversidad y endemismo. Es de esperar que a medida que aumente el conocimiento esto pueda lograrse. Especialmente en algunas regiones del mundo el conocimiento sistemático actualizado de las faunas de bivalvos marinos jurásicos es aún muy incompleto, como por ejemplo el Tethys oriental, Antártida, norte de América del Sur, entre otras.

## REFERENCIAS


Abdelhady, A.A. y Fürsich, F.T. 2015. Palaeobiogeography of the Bajocian-Oxfordian macrofauna of Gebel Maghara (North Sinai, Egypt): Implications for eustacy and basin topography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 417: 261–273.

Aberhan, M. 1998. Paleobiogeographic Patterns of Pectinoid Bivalves and the Early Jurassic Tectonic Evolution of Western Canadian Terranes. *Palaios* 13: 129–148.

Aberhan, M. 1999. Terrane history of the Canadian Cordillera: estimating amounts of latitudinal displacement and rotation of Wrangellia and Stikinia. *Geological Magazine* 136: 481–492.

Aberhan, M. 2001. Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165: 375–394.

Aberhan, M. 2002. Opening of the Hispanic Corridor and Early Jurassic bivalve biodiversity. En: J.A. Crame y A.W. Owen (Eds.), *Paleobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiation. Geological Society Special Publication* 194: 127–139.

Aberhan, M. y Fürsich, F.T. 1997. Diversity analysis of lower Jurassic bivalves of the Andean Basin and the Pliensbachian/Toarcian mass extinction. *Lethaia* 29: 181–195.

Aberhan, M. y Fürsich, F.T. 2000. Mass origination *versus* mass extinction: the biological contribution to the Pliensbachian-Toarcian extinction event. *Journal of the Geological Society, London* 157: 55–60.

Aberhan, M. y Pálfy, J. 1996. A low oxygen tolerant East Pacific flat clam (*Posidonotis semiplicata*) from the Lower Jurassic of the Canadian Cordillera. *Canadian Journal of Earth Sciences* 33: 993–1006.

Accorsi-Benini, C. 1985. The large Liassic bivalves: symbiosis or longevity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 52: 21–33.

Accorsi-Benini, C. y Broglio-Loriga, C. 1977. *Lithiotis* Gümbel, 1871 e *Cochlearites* Reis, 1903, 1° revisione morfologica e tassonomica. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 16: 15–60.

Alberti, M., Fürsich, F.T. y Pandey, D. 2012. The Oxfordian stable isotope record (δ18O, δ13C) of belemnites, brachiopods, and oysters from the Kachchh Basin (western India) and its potential for palaeoecologic, palaeoclimatic, and palaeogeographic reconstructions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 344–345: 49–68.

Arias, C. 2008. Palaeoceanography and biogeography in the Early Jurassic Panthalassa and Tethys Oceans. *Gondwana Research* 14: 306–315.

Arkell, W.J. 1956. *Jurassic Geology of the World*. Oliver and Boyd Ltd, Edinburgh-London, 806 p.

Bosellini, A. 1972. Paleoecologia dei Calcari a "*Lithiotis*" (Giurassico inferiore, Prealpi Venete). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 78: 49–56.

Broglio-Loriga, C. y Neri, C. 1976. Aspetti paleobiologici e palaeogeografici della facies a "*Lithiotis*" (Giurese inf.). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 82: 651–705.

Buser, S. y Debeljak, I. 1996. Lower Jurassic beds with bivalves in south Slovenia. *Geologija* 37/38: 23–62.

Caswell, B.A. y Coe, A.L. 2013. Primary productivity controls on opportunistic bivalves during Early Jurassic oceanic deoxygenation. *Geology* 41: 1163–1166.

Cecca, F. y Westermann, G.E.G. 2003. Towards a guide to palaeobiogeographic classification. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 201: 179–181.

Challinor, A.B. 1991. Belemnite succession and faunal provinces in the southwest Pacific, and the belemnites of Gondwana. *Journal of Australian Geology and Geophysics* 12: 301–325.

Chen Jinhua. 1982. [Mesozoic transgressions, regressions and bi-

valve provinces in China]. *Acta Geologica Sinica* 21: 334–346. [en Chino].

Chinzei, K. 1982. Morphological and structural adaptations to soft substrates in the Early Jurassic monomyarians *Lithiotis* and *Cochlearites*. *Lethaia* 15: 179–197.

Crame, J.A. 1981. The occurrence of *Anopaea* (Bivalvia: Inoceramidae) in the Antarctic Peninsula. *Journal on Molluscan Studies* 47: 206–219.

Crame, J.A. 1986. Late Mesozoic bipolar bivalve faunas. *Geological Magazine* 123: 611–618.

Crame, J.A. 1987. Late Mesozoic bivalve biogeography of Antarctica. *6th Gondwana Symposium* (Columbus, Ohio), *Proceedings*: 93–102.

Crame, J.A. 1993. Bipolar molluscs and their evolutionary implications. *Journal of Biogeography* 20: 145–161.

Crame, J.A. 1996. Evolution of high-latitude molluscan faunas. En: J.D. Taylor (Ed.), *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford University Press, Oxford, p. 119–131.

Crame, J.A. 2000. Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: evidence from the composition of Recent bivalve faunas. *Paleobiology* 26: 188–214.

Crame, J.A. 2002. Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: a comparison of Late Jurassic and Recent bivalve faunas. *Paleobiology* 28: 184–207.

Damborenea, S.E. 1987. Early Jurassic Bivalvia of Argentina. Part II: Superfamilies Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea. *Palaeontographica A* 99: 113–216.

Damborenea, S.E. 1989. El género *Posidonotis* Losacco (Bivalvia, Jurásico inferior): su distribución estratigráfica y paleogeográfica. *4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza, 1986), *Actas* 4: 45–51.

Damborenea, S.E. 1990. Middle Jurassic inoceramids from Argentina. *Journal of Paleontology* 64: 736–759.

Damborenea, S.E. 1993. Early Jurassic South American pectinaceans and circum-Pacific palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 100: 109–123.

Damborenea, S.E. 1996. Palaeobiogeography of Early Jurassic bivalves along the southeastern Pacific margin. *13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires), *Actas* 5: 151–167.

Damborenea, S.E. 2000. Hispanic Corridor: its evolution and the biogeography of bivalve molluscs. En: R.L. Hall y P.L. Smith (Eds.), *Advances in Jurassic Research 2000*, *GeoResearch Forum* 6: 369–380.

Damborenea, S.E. 2002a. Jurassic evolution of Southern Hemisphere marine palaeobiogeographic units based on benthonic bivalves. *Géobios Mémoir Special* 24: 51–71.

Damborenea, S.E. 2002b. Unidades paleobiogeográficas marinas jurásicas basadas sobre moluscos bivalvos: una visión desde el Hemisferio Sur. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Buenos Aires) 53: 141–160.

Damborenea, S.E. y Echevarría, J. 2015. Palaeolatitudinal gradients along the southeastern Palaeo-Pacific margin and the distribution of Early Jurassic bivalves. *Volumina Jurassica* 13: 3–16.

Damborenea, S.E. y Manceñido, M.O. 1979. On the palaeogeographical distribution of the pectinid genus *Weyla* (Bivalvia, Lower Jurassic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 27: 85–102.

Damborenea, S.E. y Manceñido, M.O. 1988. *Weyla*: semblanza de un bivalvo Jurásico andino. *5° Congreso Geológico Chileno* (Santiago de Chile), *Actas* 2: C13–C25.

Damborenea, S.E., Echevarría, J. y Ros-Franch, S. 2013. *Southern hemisphere palaeobiogeography of Triassic-Jurassic marine bivalves*. *SpringerBriefs in Earth System Sciences* 8: 139 p.

Damborenea, S.E., Echevarría, J. y Ros-Franch, S. 2017. Biotic recovery after the end-Triassic extinction event: evidence from marine bivalves of the Neuquén Basin, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Doi: 10.1016/j.palaeo.2017.08.025.

Diener, C. 1916. Die marinen Reiche der Trias-Periode. *Denkschriften, Akademie der Wissenschaften, Wien* 92: 405–549.

du Dresnay, R. 1977. Le milieu récifal fossile du Jurassique inférieur (Lias) dans le domaine des Chaînes atlasiques du Maroc. *France, Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 89: 296–312.

Fraser, N.M., Bottjer, D.J. y Fischer, A.G. 2004. Dissecting "Lithiotis" bivalves: implications for the early Jurassic reef eclipse. *Palaios* 19: 51–67.

Geyer, O.F. 1977. Die "*Lithiotis*-Kalke'' im Bereich der unterjurassischen Tethys. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung* 153: 304–340.

Golonka, J. 2002. Plate-tectonic maps of the Phanerozoic. En: W. Kiessling, E. Flüguel y J. Golonka (Eds.), *Phanerozoic Reef Patterns*. *SEPM Special Publication* 72: 21–75.

Golonka, J. y Krobicki, M. 2010. Paleozoic and Mesozoic evolution of the Peri-Gondwanan plates–SE Asia perspective. *6th Symposium of the International Correlation Programme Project 516* (Kuala Lumpur, Malaysia): 34–35.

Grant-Mackie, J.A., Aita, Y., Balme, B.E., Campbell, H.J., Challinor, A.B., MacFarlan, D.A.B., Molnar, R.E., Stevens, G.R. y Thulborn, R.A. 2000. Jurassic palaeobiogeography of Australasia. En: A.J. Wright, G.C. Young, J.A. Talent y J.R. Laurie (Eds.), *Palaeobiogeography of Australasian faunas and floras*. *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists* 23: 311–353.

Hallam, A. 1967. The bearing of certain palaeozoogeographic data on continental drift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 3: 201–241.

Hallam, A. 1969. Faunal realms and facies in the Jurassic. *Palaeontology* 12: 1–18.

Hallam, A. 1971. Provinciality in Jurassic faunas in relation to facies and palaeogeography. En: F.A. Middlemiss, P.F. Rawson y G. Newall (Eds.), *Faunal provinces in space and time*. *Geological Journal Special Issue* 4: 129–152.

Hallam, A. 1975. *Jurassic environments*. Cambridge University Press, Cambridge, 269 p.

Hallam, A. 1977. Jurassic bivalve biogeography. *Paleobiology* 3: 58–73.

Hallam, A. 1981. The end-Triassic bivalve extinction event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 35: 1–44.

Hallam, A. 1983. Early and mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishement of the central Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 43: 181–193.

Hallam, A. 1996. Recovery of the marine fauna in Europe after the end-Triassic and early Toarcian mass extinctions. En: M.B. Hart

(Ed.), *Biotic Recovery from Mass Extinction Events. Geological Society Special Publication* 102: 231–236.

Hautmann, M., Stiller, F., Cai, H. y Sha, J. 2008. Extinction-recovery pattern of level-bottom faunas across the Triassic-Jurassic boundary in Tibet: implications for potential killing mechanisms. *Palaios* 23: 711–718.

Hayami, I. 1984. Jurassic Marine Bivalve Faunas and Biogeography in Southeast Asia. *Geology and Palaeontology of Southeast Asia* 25: 229–237.

Hayami, I. 1987. Geohistorical background of Wallace's Line and Jurassic Marine biogeography. En: A. Taira y M. Tashiro (Eds.), *Historical biogeography and plate Tectonic evolution of Japan and Eastern Asia*. Terra Scientific Publications Co., Tokyo, p. 111–133.

Hayami, I. 1989. Outlook of the Post-Paleozoic Historical Biogeography of Pectinids in the Western Pacific Region. *The University Museum, The University of Tokyo, Nature and Culture* 1: 3–25.

Hayami, I. 1990. Geographic Distribution of Jurassic Faunas in Eastern Asia. En: K. Ichikawa, S. Mizutani, I. Hara, S. Hada y A. Yao (Eds.), *Pre-Cretaceous Terranes of Japan*. Publication of IGCP Project 224, Osaka, p. 361–369.

Heinze, M. 1996. Paläobiogeographie jurassischer Muschelfaunen: Beziehungen zwischen Süd- und Nordrand der Tethys. *Paläontologische Zeitschrift* 70: 97–128.

Hillebrandt, A. von. 1971. Der Jura in der chilenisch-argentinischen Hochkordillere (25° bis 32°30' S). *Münstersche Forshungen zur Heologie und Paläontologie* 20/21: 63–87.

Imlay, R.W. 1965. Jurassic marine faunal differentiation in North America. *Journal of Paleontology* 39: 1023–1038.

Jeletzky, J.A. 1983. Macroinvertebrate paleontology, biochronology, and paleoenvironments of Lower Cretaceous and upper Jurassic rocks, Deep Sea Drilling Hole 511, eastern Falkland Plateau. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project* 71: 951–975.

Kauffman, E.G. 1973. Cretaceous Bivalvia. En: A. Hallam (Ed.), *Atlas of Palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam, p. 353–383.

Kelly, S.R.A. 1995. New trigonioid bivalves from the Early Jurassic to earliest Cretaceous of the Antarctic Peninsula region: systematics and austral paleobiogeography. *Journal of Paleontology* 69: 66–84.

Kelly, S.R.A. y Doyle, P. 1991. The bivalve *Aulacomyella* from the Early Tithonian (Late Jurassic) of Antarctica. *Antarctic Science* 3: 97–107.

Kiessling, W., Pandey, D.K., Schemm-Gregory, M., Mewis, H. y Aberhan, M. 2011. Marine benthic invertebrates from the Upper Jurassic of northern Ethiopia and their biogeographic affinities. *Journal of African Earth Sciences* 59: 195–214.

Krobicki, M. y Golonka, J. 2009. Palaeobiogeography of early Jurassic *Lithiotis*-type bivalve buildups as recovery effect after Triassic/Jurassic mass extinction and their connection with Asian palaeogeography. *Acta Geoscientica Sinica* 30 suppl. 1: 30–33.

Krobicki, M. y Golonka, J. 2014. Palaeobiogeographical distribution of the Early Jurassic *Lithiotis*-type bivalves versus Lhasa Block history. En: C. Montomoli, S Iaccarino, C. Groppo, P. Mosca, R. Rolfo y R. Carosi (Eds.), *Proceedings of the 29th Himalaya-Karakoram-Tiber Workshop (Lucca, Italy), Journal of Himalayan Earth Sciences Special Volume*: 88–89.

Lee, C.W. 1983. Bivalve mounds and reefs of the Central High Atlas, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 43: 153–168.

Leinfelder, R.R. 1993. Upper Jurassic reef types and controlling factors. *Profil* 5: 1–45.

Leinfelder, R.R., Schmid, D.U., Nose, M. y Werner, W. 2002. Jurassic reef patters–The expression of a changing globe. En: W. Kiessling, E. Flüguel y J. Golonka (Eds.), *Phanerozoic Reef Patterns. SEPM Special Publication* 72: 465–520.

Liu Chunlian. 1995. Jurassic bivalve palaeobiogeography of the Proto-Atlantic and the application of multivariate analysis methods in palaeobiogeography. *Beringeria* 16: 3–123.

Liu Chunlian, Heinze, M. y Fürsich, F.T. 1998. Bivalve provinces in the Proto-Atlantic and along the southern margin of the Tethys in the Jurassic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 137: 127–151.

Makridin, V.P. 1973. The principles of discrimination and nomenclature of subdivisions in the paleogeographic zoning of marine basins. *Paleontological Journal* 7: 27–131.

Marwick, J. 1953. Faunal migrations in New Zealand seas during the Triassic and Jurassic. *New Zealand Journal of Science and Technology B* 34: 317–321.

McRoberts, C.A., Newton, C.R. y Allasinaz, A. 1995. End-Triassic bivalve extinction: Lombardian Alps, Italy. *Historical Biology* 9: 297–317.

Nauss, A.L. y Smith, P.L. 1988. *Lithiotis* (Bivalvia) bioherms in the lower Jurassic of East-central Oregon, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 65: 253–268.

Neumayr, M. 1885. Die geographische Verbreitung der Juraformation. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwississenschaftliche Classe, Wien* 50: 57–142.

Newton, C.R. 1988. Significance of "Tethyan" fossils in the American Cordillera. *Science* 242: 385–391.

Niu Yazhou, Jiang Baoyu y Huang Hao. 2011. Triassic marine biogeography constrains the palaeogeographic reconstruction of Tibet and adjacent areas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 306: 169–175.

Oschmann, W. 1993. Environmental oxygen fluctuations and the adaptive response of marine benthic organisms. *Journal of the Geological Society* (London) 150: 187–191.

Parrish, J.T. 1992. Jurassic climate and oceanography of the Pacific region. En: G.E.G. Westermann (Ed.), *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 365–379.

Posenato, R. y Masetti, D. 2012. Environmental control and dynamics of Lower Jurassic bivalve build-ups in the Trento Platform (Southern Alps, Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 361–362: 1–13.

Posenato, R., Bassi, D. y Avanzini, M. 2013. Bivalve pavements from shallow-water black-shales in the Early Jurassic of northern Italy: a record of salinity- and oxygen-depleted environmental dynamics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 369: 262–271.

Riccardi, A.C. 1977. Berriasian invertebrate fauna from the Springhill Formation of Southern Patagonia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung* 155: 216–252.

Riccardi, A.C. 1991. Jurassic and Cretaceous marine connections between the Southeast Pacific and Tethys. *Palaeogeography,*

*Palaeoclimatology, Palaeoecology* 87: 155–189.

Rivas, P., Aguirre, J. y Braga, J.C. 1997. *Entolium* beds: Hiatal Shell concentrations in starved pelagic settings (Middle Liassic, SE Spain). *Eclogae Geologica Helvetica* 90: 293–301.

Ros, S., de Renzi, M., Damborenea, S.E. y Márquez-Aliaga, A. 2011. Coping between Crises: Early Triassic-Early Jurassic Bivalve Diversity Dynamics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311: 184–199.

Ros, S., de Renzi, M., Damborenea, S.E. y Márquez-Aliaga, A. 2012. Early Triassic-Early Jurassic Bivalve Diversity Dynamics. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, Revised, Volume 1, Chapter 25. Bivalvia*. Paleontological Institute. The University of Kansas. Treatise Online 39: 1–19.

Ros-Franch, S., Damborenea, S.E., Al-Suwaidi, A., Hesselbo, S.P., Jenkyns, H.C., Manceñido, M.O. y Riccardi, A.C. 2014. Relationship between anoxic conditions and size in *Posidonotis* (Bivalvia) from the Lower Jurassic of the Neuquén Basin, Argentina. *4th International Palaeontological Congress* (Mendoza, Argentina), *Abstract Volume*: p. 800.

Savazzi, E. 1996. Preserved ligament in the Jurassic bivalve *Lithiotis*: adaptive and evolutionary significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 120: 281–289.

Sha Jingeng. 1996. Antitropicality of the Mesozoic Bivalves. En: Z.H. Pang, J.D. Zhang y J.H. Sun (Eds.): *Advances in Solid Earth Sciences*. Science Press, Peking, p. 90–98.

Sha Jingeng. 2002. Hispanic Corridor formed as early as Hettangian: On the basis of bivalve fossils. *Chinese Science Bulletin* 47: 414–417.

Shurygin, B.N. 2005. *Biogeografiya, fatsii i stratigrafiya nizhnej i srednej Yury Sibiri po dvustvorchatym mollyuskan* [Lower and Middle Jurassic biogeography, facies and stratigraphy in Siberia based on bivalve mollusks]. Trofimuk United Institute of Geology, Geophysics and Mineralogy; Institute of Petroleum Geology. Academic Publishing House "Geo", Novosibirsk. 156 p. [en Ruso].

Smith, P.L. 1989. Paleobiogeography and Plate Tectonics. *Geoscience Canada* 15: 261–279.

Smith, P.L. y Tipper, H.W. 1986. Plate tectonics and paleobiogeography: Early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. *Palaios* 1: 399–412.

Stanley jr., G.D. 1997. Evolution of reefs of the Mesozoic. *8th International Coral Reef Symposium* (Panamá), *Proceedings* 2: 1657–1662.

Stevens, G.R. 1967. Upper Jurassic fossils from Ellsworth Land, West Antarctica, and notes on Upper Jurassic biogeography of the South Pacific region. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 10: 345–393.

Stevens, G.R. 1977. Mesozoic biogeography of the South-West Pacific and its relationship to plate tectonics. *International Symposium on the Geodynamics of the S.W. Pacific*. Ed. Technip, Paris, p. 309–326.

Stevens, G.R. 1980. Southwest Pacific faunal palaeobiogeography in Mesozoic and Cenozoic times: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 31: 153–196.

Stevens, G.R. 1990. The influences of palaeogeography, tectonism and eustasy on faunal development in the Jurassic of New Zealand. *Atti del Secondo Convegno Internazionale Fossili, Evoluzione, Ambiente* (Pergola 1987), p. 441–457.

Westermann, G.E.G. 2000a. Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 158: 1–13.

Westermann, G.E.G. 2000b. The marine faunal realms of the Mesozoic: review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 163: 49–68.

Wignall, P.B. 1990. Observations on the evolution and classification of dysaerobic communities. En: Miller, W. (Ed.), *Paleocommunity temporal dynamics: the long-term development of multispecies assemblies. Paleontological Society Special Publication* 5: 99–111.

Wignall, P.B. y Bond, D.P.G. 2008. The end-Triassic and Early Toarcian mass extinction records in the British Isles. *Proceedings of the Geologists' Association* 119: 73–84.

Yin Jia-run. y Wan Xiao-qiao. 1998. Discovery of the Early Jurassic *Lithiotis* (Bivalvia) bioherm in Tethys-Himalaya and its migration. *Acta Palaeontologica Sinica* 37: 253–256.

**Doi:** 10.5710/PEAPA.18.10.2017.245

**Recibido:** 28 de agosto de 2017
**Aceptado:** 18 de octubre de 2017